Aula 3

AGNATHA

META

A presente aula tem como meta iniciar os estudos com os Chordata, evidenciando as características mais relevantes e a diversidade dos grupos.

OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:

discernir as características que elevam os animais a Chordata e caracterizar os grupos iniciais reconhecendo seus principais representantes e os atributos mais representativos dos grupos.

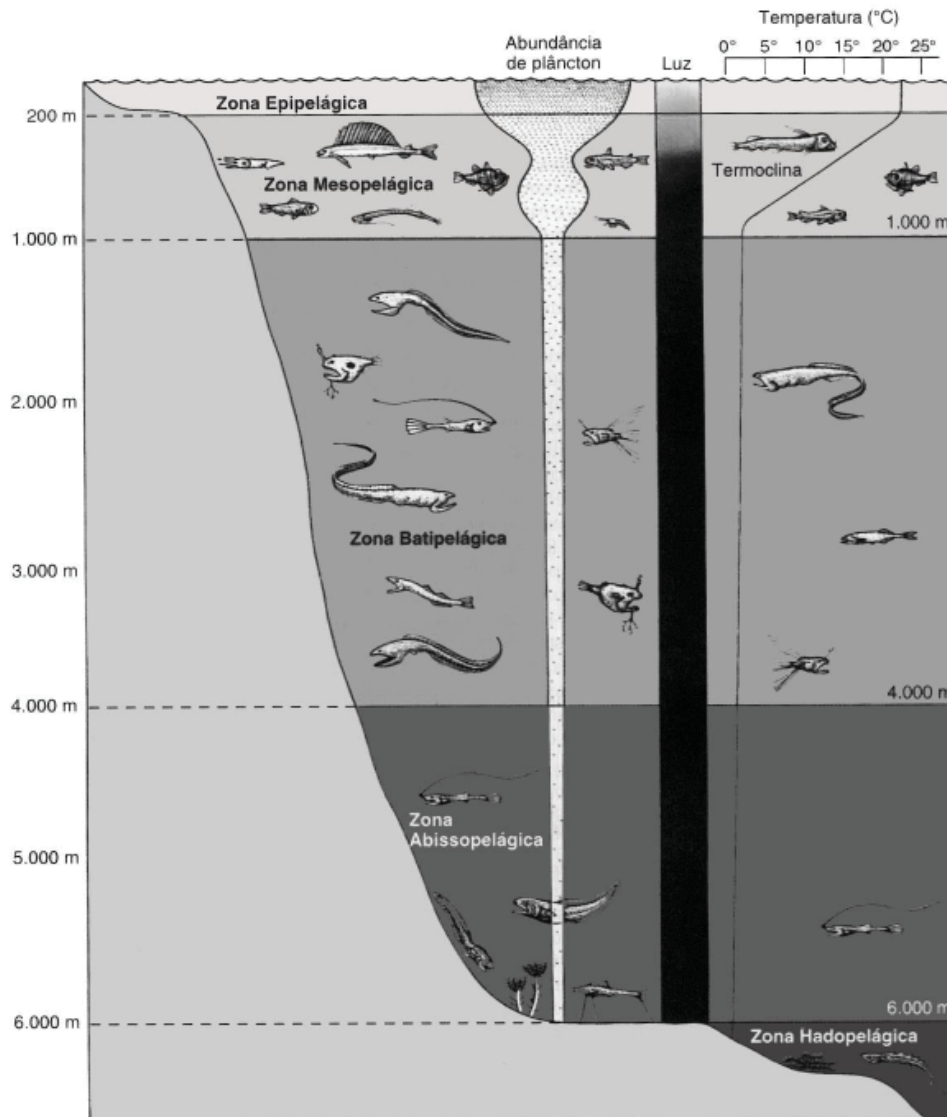
PRÉ-REQUISITOS

Conhecimento básico de Anatomia Comparada de Cordados e conteúdo anterior desta disciplina.

INTRODUÇÃO

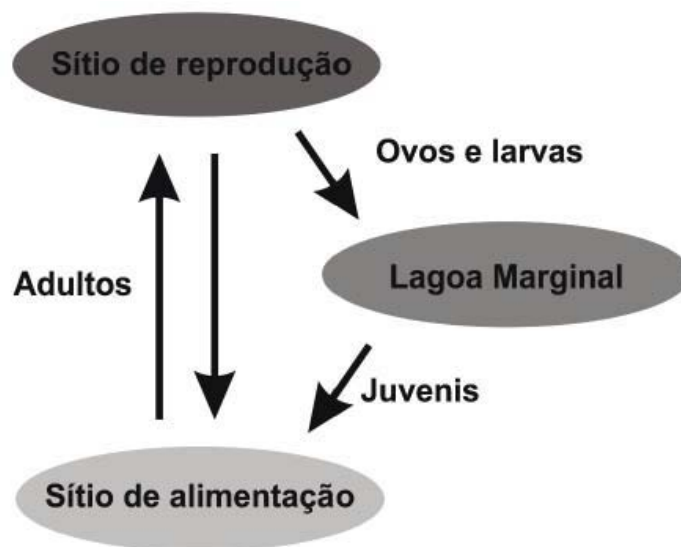
Em todo o mundo, o número de peixes supera todos os outros vertebrados que se conhecem, tanto em número de indivíduos quanto em número de espécies. Com isso, estes animais podem ser encontrados em praticamente todos os ambientes aquáticos que imaginarmos: altitudes superiores a 5200 m, altas profundidades oceânicas (abaixo 7000 m), ambientes de alta concentração salina, cavernas, lençol freático, corpos d´água com temperaturas extremas (+44ºC e -2ºC). A maioria encontra-se em mares e oceanos. Outra parte se distribui entre rios, riachos e lagos, restando uma pequena porção para as espécies que apresentam comportamento migratório entre água doce e salgada.

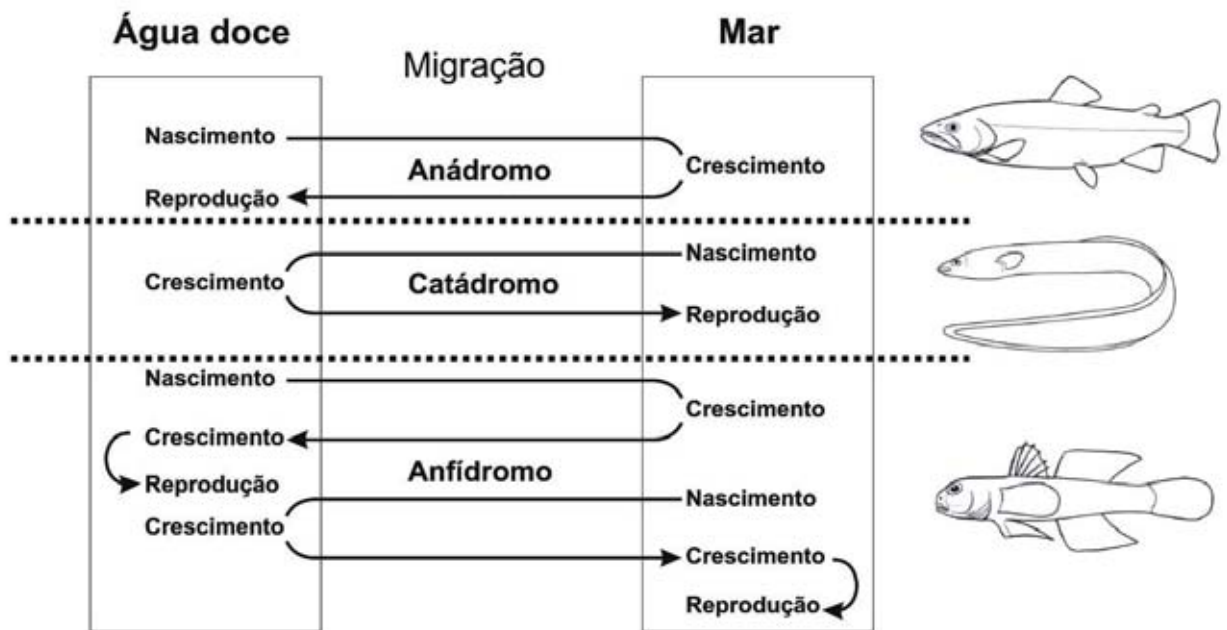
O ambiente aquático apresenta uma grande variação em praticamente todos os seus parâmetros. O volume de água é dependente do período de chuvas, como também das marés. A luminosidade varia conforme a profundidade, o que é facilmente perceptível ao mergulharmos uma estrutura e afundá-la na água. Veremos que, à medida que a estrutura vai alcançando maiores profundidades, você deixa de enxergá-la. No caso marinho, podemos dividir a coluna d´água em cinco regiões:

- Epipelágica: região superficial (0-200 m) que recebe a maior incidência de raios solares, sendo nela registrada a maior taxa de fotossíntese;
- Mesopelágica: região que varia de 200 a 1000 m, onde há luminosidade, mas não ocorre fotossíntese;
- Batipelágica: região onde não há luminosidade entre 1000 e 4000 m de profundidade;
- Abissal: região entre 4000 e 6000 m de profundidades sem luminosidade
- Hadal: região onde estão localizadas as fossas oceânicas, com profundidades superiores a 6000 m.

Divisões da coluna d'água em ambiente marinho.

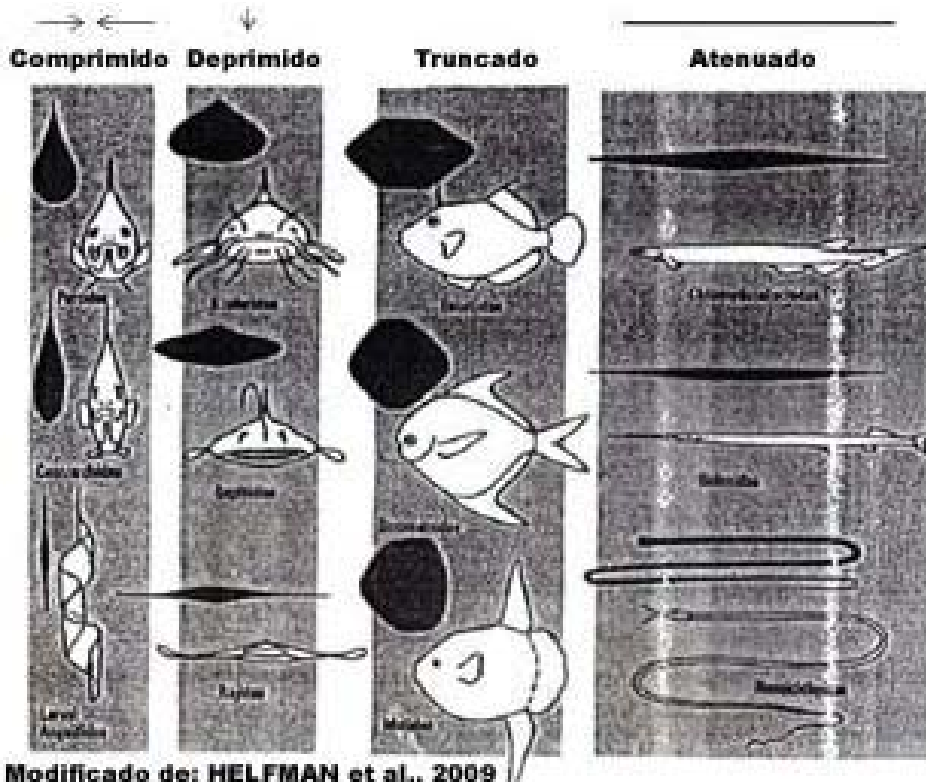
Com o aumento da profundidade também temos a diminuição da temperatura, assim como o aumento da pressão. A cada 10 metros de profundidade temos o acréscimo de 1 atm no valor da pressão. parece improvável, mas mesmo em um ambiente inóspito como zona abissal teremosanimais que habitam. Este é o caso de alguns peixes ósseos que veremosmais adiante.

Os organismos que vivem na água, podem ser divididos. em três grupos. Os seres planctônicos são aqueles que estão dispersos próximos à superfície ou em águas rasas, como por exemplo, as larvas de peixe. O segundo grupo é formado pelos organismos nectônicos ou pelágicos, que se encontram dispersos na coluna d´água como o robalo, a sardinha, o lambari e o dourado. O terceiro e último grupo é representado pelos organismos bentônicos ou demersais, os quais estão apoiados ou próximos ao fundo, como o cascudo e a raia.

Em relação ao processo migratório de peixes ligados a água doce , podemos organizá-los em dois grupos: os potamódromos e os diádromos. Os potamódromos são peixes que têm seu deslocamento realizado inteiramente em água doce. Na época da reprodução, os peixes deixam os sítios de alimentação em direção ao sítio de desova, sendo este processo popularmente denominado de piracema. Neste caso, o sítio de alimentação fica localizado na região baixa do rio, e o sítio de reprodução na porção alta. Desta forma, a migração reprodutiva destes peixes ocorre sempre contra a correnteza. Por isso que ao vermos os peixes de água doce na piracema, eles sempre estão saltando obstáculos e dirigindo-se à região mais alta do rio. Chegando ao local de desova, fêmeas e machos liberam seus gametas na água para que ocorra a fecundação, e retornam em seguida ao sítio de alimentação. Os ovos em processo de desenvolvimento serão carreados rio-abaixo até encontrar regiões alagadas, conhecidas como lagoas marginais, nas quais o desenvolvimento dos alevinos ocorrerá. Assim que os filhotes atingem um maior porte, eles retornam ao canal principal do rio e chegam à região de alimentação. Quando chegam à maturidade sexual este ciclo se inicia novamente.

Esquema mostrando o processo migratório durante a reprodução de uma espécie de água doce.

Para as espécies diádromas há três modalidades e ocorre alternância entre fases de água doce e água salgada. As espécies anádromas, como o salmão, nascem em água doce e em seguida vão para o mar onde crescem e permanecem até a fase anterior à desova. Assim que estão prontos para reproduzir, eles entram em rios de água doce para procriar. O contrário ocorre para as espécies catádromas, como a enguia. As fases de nascimento e reprodução ocorrem em água salgada, enquanto que o crescimento ocorre em água doce. Já nas espécies anfídromas, não há um tipo de ambiente definido para o nascimento, crescimento e reprodução.

Esquema mostrando a migração entre água doce e água salgada das espécies diádromas.

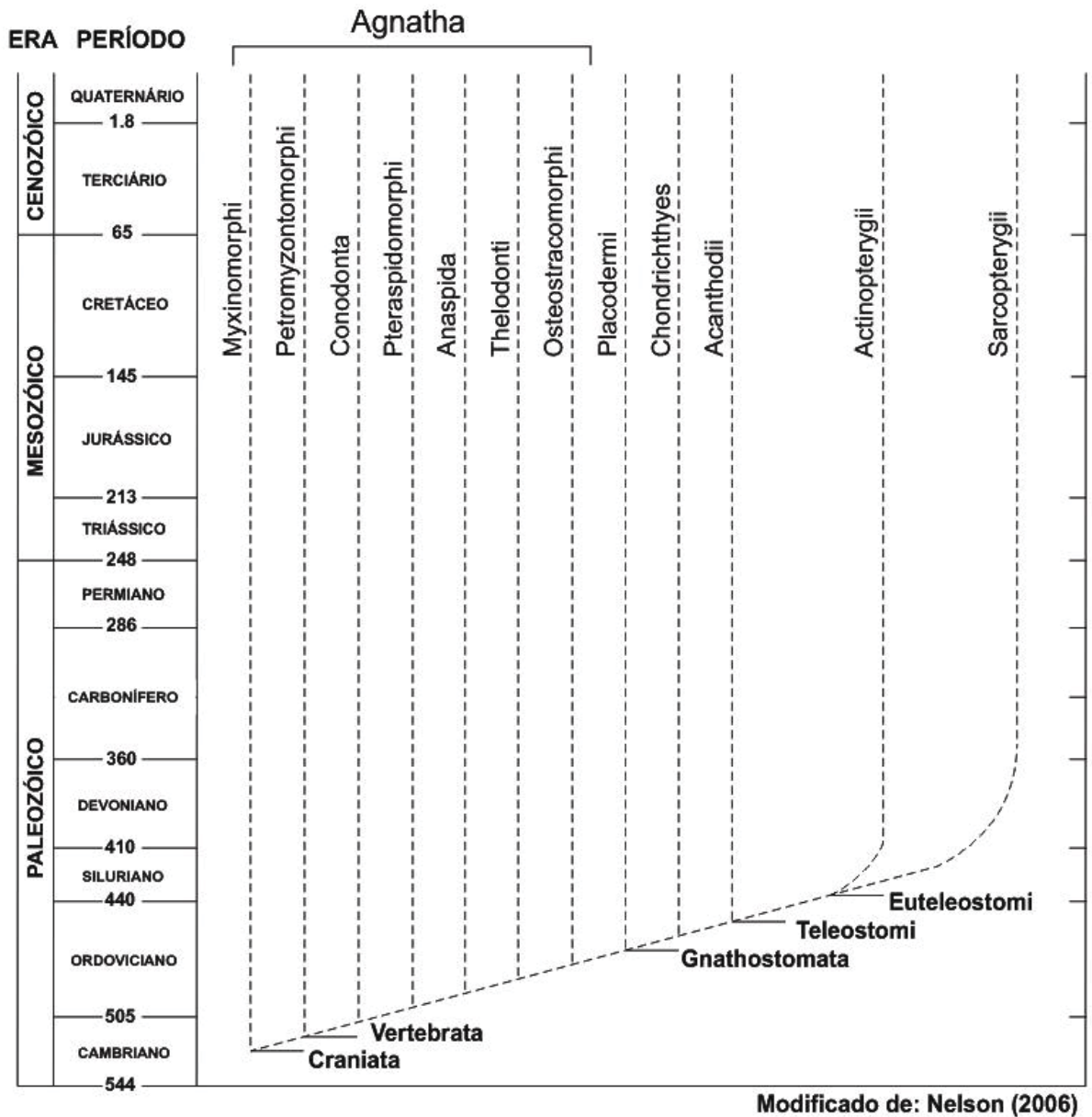
Conforme veremos no decorrer desta disciplina, a grande variedade de peixes ocorre não somente em termos do número de espécies, como também da forma do corpo e de estruturas que as espécies exibem. O corpo dos peixes pode ser basicamente dividido em quatro tipos:

- Comprimido: quando o corpo apresenta achatamento lateral;
- Deprimido: quando o corpo apresenta achatamento dorso-ventral;
- Truncado: quando o corpo apresenta compressão tanto lateral quanto dorso-ventral, ficando com um aspecto globoso;
- Atenuado: quando o animal apresenta o corpo alongado da ponta do focinho até a cauda.

Formas do corpo encontradas em peixes.

SUBFILO CRANIATA

Os Craniata surgiram no período Cambriano, há cerda de 530 milhões de anos. Neles estão presentes as sinapomorfias de Chordata em pelo menos uma fase da vida. Seus primeiros representantes passaram a exibir modificações quanto à captura de alimento em relação aos Chordata antecessores que eram apenas filtradores. A partir de agora, as modificações no aparato bucal permitirão que eles apresentem uma alimentação diversificada e possam explorar os diferentes recursos. A diferenciação na extremidade cefálica veio acompanhada da presença de um encéfalo tripartido envolto por um crânio, órgãos sensoriais e 10 a 12 pares de nervos cranianos. Além disso, encontramos também a crista neural, uma estrutura derivada do revestimento do tubo neural que aparece pela primeira vez, com a função de originar outras células (nervosas, melanócitos e outros tipos). A partir do surgimento da crista neural os Craniata passam a ser considerados tetrablásticos, ou seja, com quatro folhetos embrionários: endoderma, mesoderma, ectoderma e crista neural.

Os primeiros grupos de Craniata são representados por espécies sem mandíbula. Eles formam um agrupamento parafilético denominado Agnatha (do grego *a* = sem; *gnatho* = maxila). Nele estão incluídas as superclasses Myxinomorphi, Petromyzontomorphi, Conodonta, Pteraspidomorphi,

Anaspida, Thelodonti e Osteostracomorphi. Além desses grupos, dentro dos Agnatha estão incluídas espécies dos gêneros *Myllokunmingia* e *Haikouichthys*, mas o seu posicionamento taxonômico carece de estudos mais detalhados para definição. Atualmente temos representantes apenas dos Myxinomorphi e Petromyzontomorphi. Os demais apenas em registro fóssil.

Linha do tempo mostrando a divergência dos distintos grupos de peixes.

SUPERCLASSE MYXINOMORPHI[

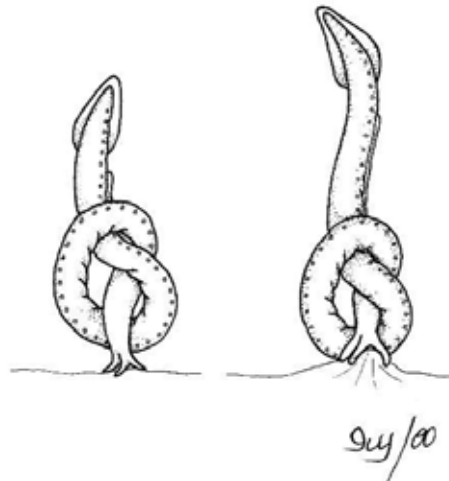
Myxinomorphii é único táxon de Craniata, e excluído de Vertebrata pela ausência de elementos vertebrais. Seus representantes são conhecidos popularmente como feiticeiras, sendo sua ocorrência registrada em diversos

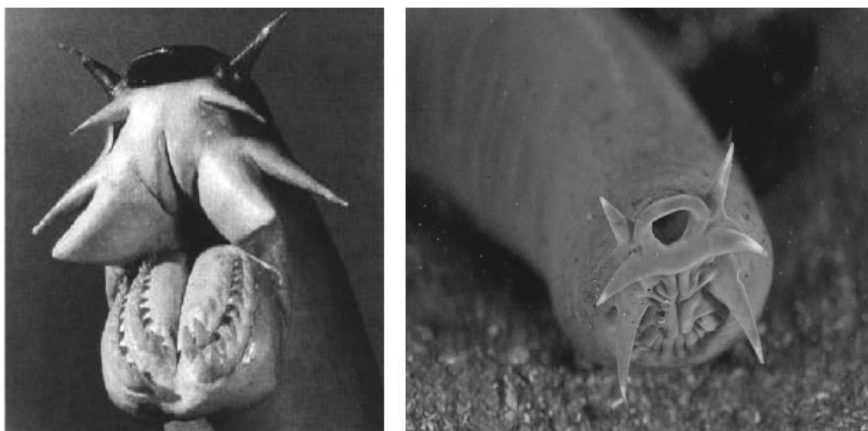
oceanos, inclusive no Brasil. Têm o hábito de enterrar-se em galerias de lodo, onde cada indivíduo ocupa sua própria galeria. Estão representadas apenas pela classe Myxini e pela ordem Myxiniformes, da qual são conhecidas aproximadamente 70 espécies.

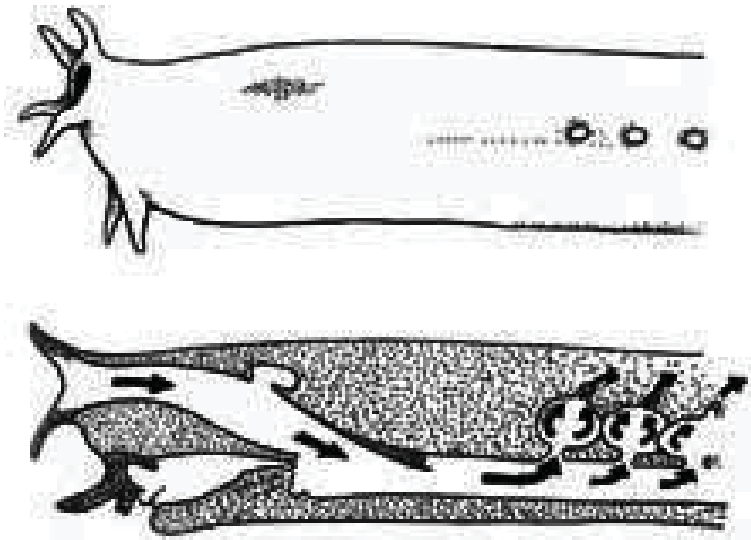
Espécime de feiticeira.

As feiticeiras são caracterizadas por possuir única abertura nasal, um canal semicircular, olhos degenerados cobertos por pele, corpo atenuado, podendo alcançar 1 m de comprimento. Apresentam corpo nu, sem escamas ou quaisquer outras estruturas para proteção. Em compensação, têm cerca de 70 a 200 células secretoras de muco na pele. Elas se exteriorizam em duas fileiras de poros localizados ventro-lateralmente ao corpo. Quando ameaçadas, secretam o muco para se defender. Desta forma inibem o ataque de possíveis predadores e causam sufocamento naqueles que realizam alguma investida, e no caso de peixes o muco pode entrar pelo opérculo e colabar as brânquias.

Desenho esquemático mostrando o posicionamento dos poros das glândulas mucosas e o muco secretado após estímulo.

Após o perigo, perfura o muco em que estava envolvida e espirra fortemente para desobstruir a narina. A pele escorregadia com muco facilita ainda para que a feiticeira dê um nó em seu próprio corpo e deslize através da porção restante. Este mecanismo permite que escape de uma captura indesejada e também auxilia na retirada de alimento.

Representação esquemática do enrolamento do corpo da feiticeira.

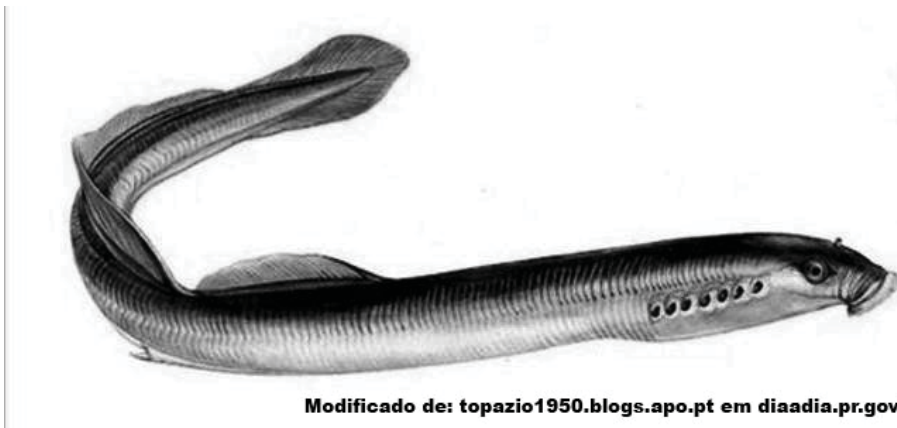
Na região oral existem seis tentáculos circundando a boca. Além disso, apresenta duas placas córneas com dentículos queratinizados e uma língua protrátil. A interação entre a língua e as placas permite que o alimento seja cortado facilmente, já que o hábito alimentar da maioria destes animais é saprófago, ou seja, se alimentam de itens em decomposição. A dieta é composta principalmente de partes moles de invertebrados e peixes moribundos ou já mortos. No trato digestório, o alimento é envolto por uma camada de muco secretada pela parede intestinal. As partes que não são digeridas pela presa são eliminadas juntamente com essa camada de muco.

Fotos mostrando em detalhe a região oral da feiticeira.

O sistema circulatório possui corações acessórios localizados no fígado e na região caudal. O fato interessante é que eles não são controlados pelo sistema nervoso central. Eles têm um mecanismo próprio do controle das pulsações, o que é semelhante à condição primitiva. O sistema respiratório também apresenta algumas particularidades. Estão presentes de 5 a 16 pares de brânquias e de 1 a 16 pares de aberturas branquiais. A única abertura nasal é conectada à faringe através do ducto nasofaríngeo, o que permite a respiração enquanto o animal se alimenta.

Representação esquemática mostrando o fluxo de água (setas) na respiração.

A reprodução das feiticeiras ainda é alvo de muitos estudos, pois muitos aspectos ainda continuam obscuros. Algumas espécies são hermafroditas, mas ovários e testículos não atingem a maturidade sexual ao mesmo tempo. Isso impossibilita a auto-fecundação. Como feiticeiras não apresentam ductos para conduzir os gametas, os ovócitos e espermatozóides são eliminados na cavidade celomática para, em seguida, serem liberados através da cloaca. Os ovos de formato ovalado apresentam grande quantidade de vitelo e uma casca resistente, com alguns ganchos, pelos quais se fixam a um substrato. Acredita-se que, após o desenvolvimento, eclodam indivíduos semelhantes aos adultos, sem fase larval.

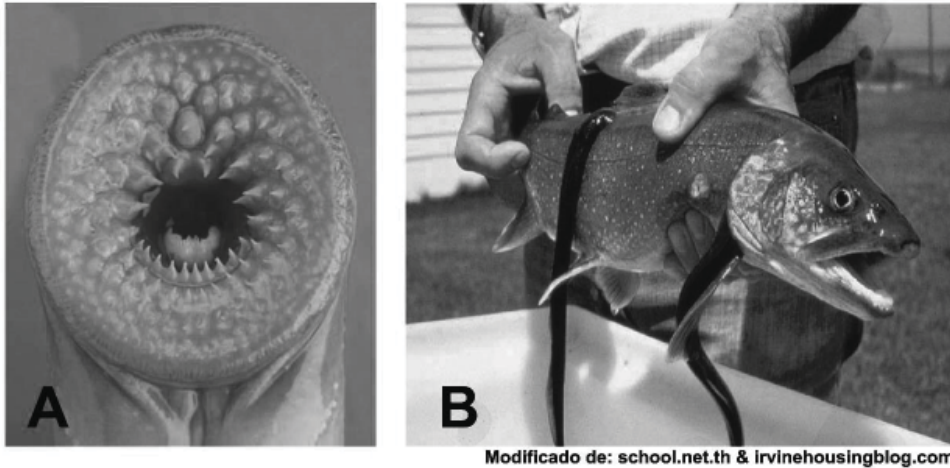
SUPERCLASSE PETROMYZONTOMORPHI

O primeiro grupo a fazer parte dos Vertebrata é representado pelos Petromyzontomorphi, conhecidos popularmente como lampréias. Eles possuem o formato do corpo semelhante ao das feiticeiras, mas diferem

radicalmente em outros aspectos. O corpo deles também é desprovido de nadadeiras pares e quaisquer outros revestimentos, sendo suportado pela notocorda. A grande inovação é a presença dos arcuálios, que são estruturas vertebrais homólogas aos arcos neurais dos vertebrados mandibulados. Apresentam dois canais semi-circulares, sete pares de aberturas branquiais e uma narina mediana localizada entre os olhos que são bem desenvolvidos. A boca apresenta um disco oral recoberto por dentes córneos, assim como a língua. Apenas no representante fóssil os dentes estão ausentes. Mais adiante veremos a importância destes dentes nos hábitos das lampréias.

Exemplar de lampréia.

Para os Petromyzontomorphi estão representadas atualmente 38 espécies agrupadas nas famílias Petromyzontidae, Geotriidae e Mordaciidae. Uma única espécie fóssil é descrita para o grupo, sendo monotípico para a família Mayomyzontidae. Das três famílias viventes Petromyzontidae e Mordaciidae apresentam espécies que são anádromas e de água doce, enquanto Geotriidae tem apenas representantes anádromos.

Apesar das lampréias serem mais conhecidas pelo seu hábito de parasitar outros animais aquáticos, na literatura científica há registros para dezoito espécies com tais hábitos. De um total de 38 especies as demais têm como dieta algas, invertebrados, restos vegetais e carcaças. Para aderir a um animal, a lampréia utiliza-se dos olhos bem desenvolvidos para localizá-lo. Em seguida fixa-se por sucção e utiliza os dentes córneos para se manter junto ao hospedeiro e fazer lesões no tegumento, local por onde os fluidos corporais vão sendo liberados. A alimentação continua enquanto ele estiver preso ao animal, debilitando-o enquanto estiver neste processo. Em pisciculturas invadidas por lampréias os prejuízos são muito grandes, pois elas comprometem a qualidade do pescado. Para evitar a coagulação, as lampréias possuem glândulas que secretam uma substância anticoagulante, e isso permite que as lesões não se curem. Como os fluidos corpóreos não demandam maiores esforços, o sistema digestório é simples.

Modificado de: school.net.th & irvinehousingblog.com

Detalhe da boca de uma lampreia (A) e salmão sendo parasitado por lampreias (B).

Para estas lampréias adultas que ficam fixadas às suas presas em grande parte do tempo a respiração poderia ser um problema, pois no fluxo contínuo a água entra pela boca e banha as brânquias. Como a boca está fixada no hospedeiro elas se utilizam da ventilação intermitente, de modo que a água entra e sai pelos poros branquiais. Uma estrutura chamada véu, na cavidade oral, permite que a água não saia do tubo respiratório e fique apenas banhando a região branquial.

As lampréias são animais dióicos, ou seja, apresentam sexos separados. Neste caso teremos indivíduos fêmeas e machos. Os indivíduos adultos migram até as porções mais altas de riachos, onde a correnteza é moderada. O macho e a fêmea se juntam e constroem um ninho no substrato de cascalho, movimentando o corpo continuamente. Depois de finalizado o ninho, os gametas são liberados e a fertilização ocorre externamente.

O seu desenvolvimento é distinto de outras espécies, pois suas larvas depois de duas semanas de embriogênese saem dos ovos e têm um padrão totalmente diferente dos pais. Estas larvas são chamadas de amocetes. Eles procuram lugares mais calmos para se refugiar e cavam tocas no lodo ou areia. O desenvolvimento é bem demorado, podendo ficar de três a quinze anos apenas nesta fase, alimentando-se do material em suspensão por filtração. O tamanho neste período é de aproximadamente 10 cm.

Passada esta longa fase de desenvolvimento, o juvenil emerge das tocas e procura algum animal para se alimentar. Assim que atinge a maturidade, ele procura sítios favoráveis à reprodução para iniciar o ciclo novamente. Nas espécies que não são parasitas, os amocetes sofrem metamorfose e imediatamente após abandonar a galeria eles se reproduzem. O interessante nestes animais é que após a reprodução eles morrem.

Emigração para lago
set-mai

Fase parasitária
no lago
12 -20 meses

mai-jun

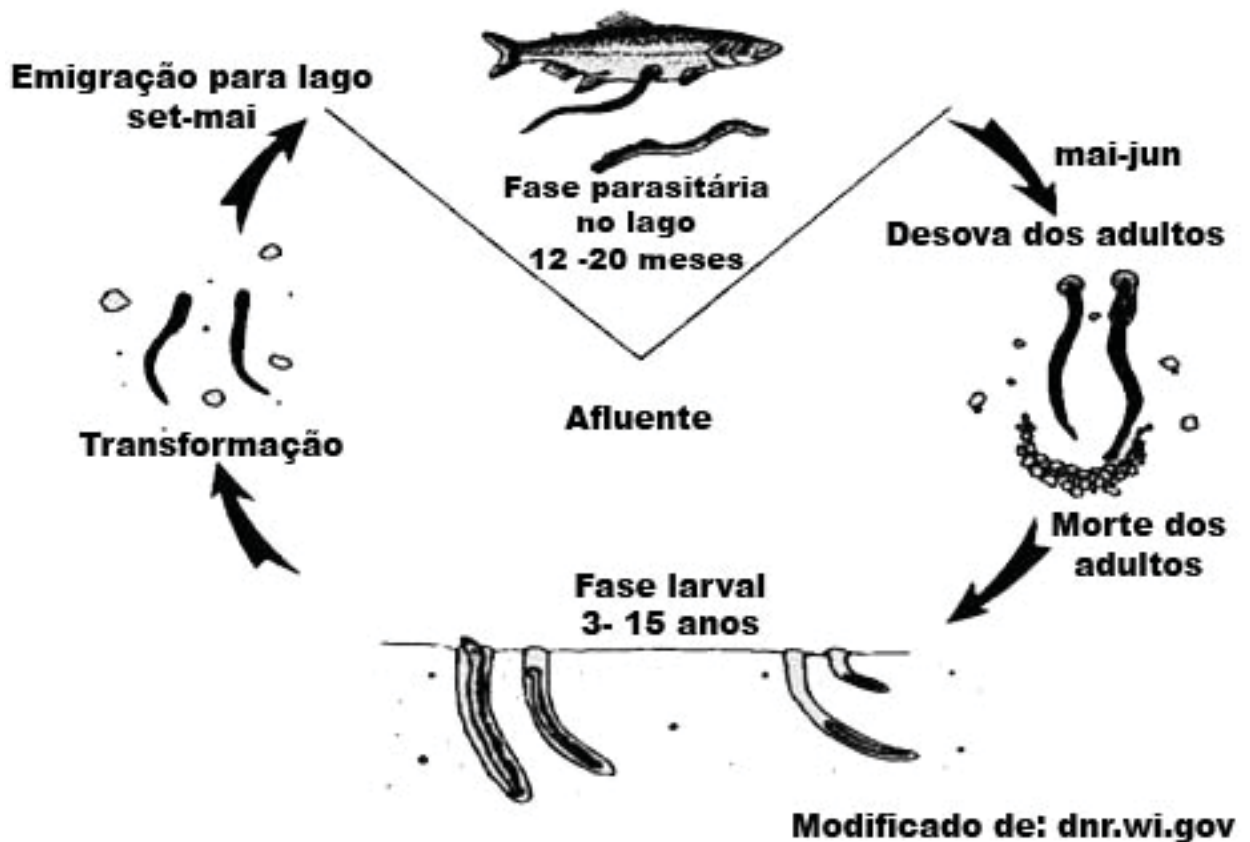
Desova dos adultos

Afluente

Transformação

Morte dos
adultos

Fase larval
3- 15 anos

Modificado de: dnr.wi.gov

Ciclo de vida da lampréia *Petromyzon marinus.*

OS AGNATHA FÓSSEIS

Dentre os grupos fósseis encontrados em Agnatha, os Conodonta são talvez os mais intrigantes. Pelo seu reduzido tamanho (40 mm), durante muito tempo foram considerados como partes de diferentes organismos, como fragmentos de algas, vestígios de plantas vasculares, dentes de peixes, mandíbulas de quetognatos, maxila de anelídeos, rádulas de gastrópodes e restos de artrópodes. Os Conodonta apresentam pequenas estruturas de apatita semelhante a espinhos ou pentes, sendo sua estrutura histologicamente semelhante à dentina e ao esmalte. Embora alguns pesquisadores os tenham relacionado a peixes primitivos, somente no início dos anos 1990, com a descoberta de partes moles fossilizadas, foi possível identificá-los corretamente.

Acredita-se que estes animais apresentavam notocorda, crânio, miômeros em "V" e olhos bem desenvolvidos, em função de músculos oculares associados que permitiriam a sua movimentação. Em relação à respiração, pelo seu diminuto tamanho, acredita-se que as brânquias seriam desnecessárias. Neste caso as trocas de gases seriam realizadas através da superfície do corpo.

Modificado de: cienciahoje.uol.com.br

Representação esquemática de Conodonta e detalhe de alguns elementos.

Os demais representantes fósseis Pteraspidomorphi, Anaspida, Thelodonti e Osteostracomorphi são agrupados por muitos autores como Ostracodermata. Este é um agrupamento parafilético, utilizado para reunir os peixes sem mandíbula que apresentam uma armadura de ossos dérmicos. A presença dessa armadura pesada possivelmente fez com que esses animais apresentassem deslocamento lento e hábito bentônico. Já as espécies que apresentavam armadura reduzida podiam exibir um padrão de atividade maior. Ainda que a armadura óssea levasse a um comprometimento da capacidade natatória, a sua presença, por outro lado, conferia proteção contra a predação. Estiveram representados por animais do Cambriano ao Carbonífero que alcançavam tamanho superior a 50 cm.

Apesar da ausência de maxila, apresentavam placas orais móveis que possibilitavam uma grande abertura da boca. A presença de uma faringe muscular possibilitava sugar presas através do forte fluxo proporcionado pela ação muscular. Isto leva a crer que a dieta era composta preferencialmente por presas bentônicas de movimentação lenta.

Apenas as formas mais derivadas apresentavam nadadeiras pares, estando a nadadeira dorsal presente na maioria das espécies. As únicas nadadeiras pares encontradas preservadas foram as peitorais, mas não há vestígio de estrutura interna destas nadadeiras, o que leva a crer que apresentavam uma estrutura cartilaginosa.

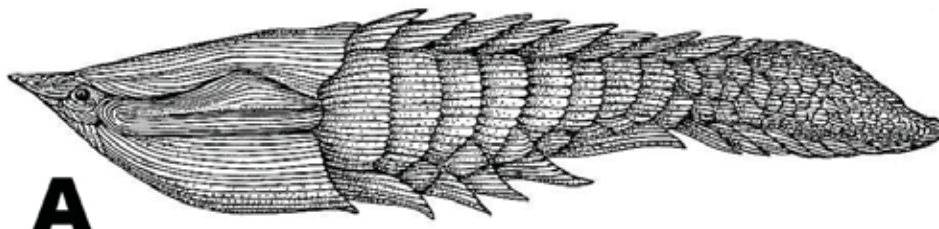
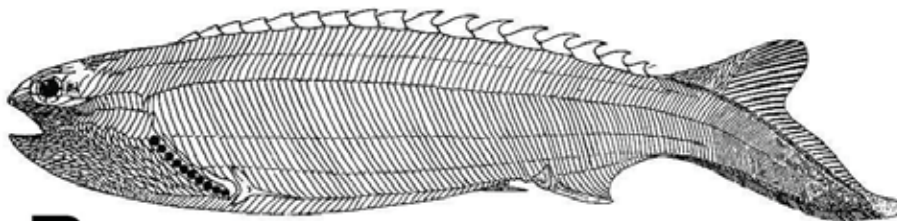
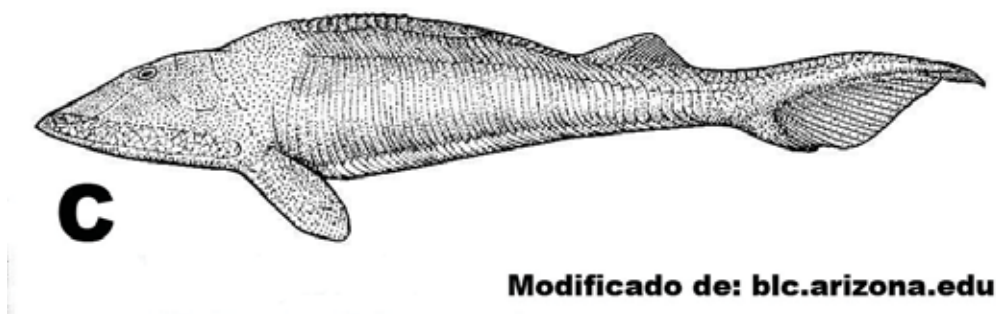
Os Pteraspidomorphi são caracterizados por um escudo composto por uma placa dorsal grande e placas medianas na região ventral. Ocorreram do início do Siluriano até o final do Devoniano. Em seus registros fósseis foram encontrados dois bulbos olfatórios na placa dorsal conectados a duas aberturas nasais separadas. Esta característica fez com que recebessem a denominação de Diplorhina (do grego *diplous* dois; *rhinos* narina).

O tamanho de seus representantes oscilava de 10 cm a 2 m de comprimento. O corpo era deprimido e revestido por placas ósseas articuladas. Algumas espécies apresentaram no processo de evolução projeções laterais

que provavelmente proporcionavam a função de estabilização. As nadadeiras pares estavam ausentes, sendo as nadadeiras dorsal e anal pouco desenvolvidas.

Dentre os representantes da superclasse Osteostracomorphi incluem-se as ordens Cephalaspidiformes (Osteostraci), Galeaspidiformes e Pituriaspidiformes. Atualmente são considerados como grupo irmão dos Gnathostomata por diversos pesquisadores. Todas estas ordens são parte integrante da classe Cephalaspidomorphi, conhecida também por Monorhina, por possuir apenas uma abertura nasal. Esta narina era grande e localizada à frente dos olhos que estão dispostos dorsalmente.

O outro grupo é representado pelos Anaspida, peixes que não apresentavam o escudo cefálico exibido pelos demais Ostracodermata. Eles apresentavam corpo fusiforme chegando algumas vezes a comprimido, além de grandes olhos laterais. A boca estava localizada na porção terminal da cabeça, diferente das demais espécies do grupo, em que era ventral. Acredita-se que se alimentavam de detritos no fundo ou de algas, adotando uma posição perpendicular ao fundo.

O último grupo, Thelodonti, difere dos demais por apresentar dentículos cobrindo toda a superfície do corpo. Apresentavam corpo com diferentes conformações. Alguns exibiam corpo fusiforme com cristas laterais ancoradas a uma grande base, enquanto que outros apresentavam corpo comprimido e cauda simétrica. Atingiam de 10 a 20 cm de comprimento. Acredita-se que eram melhores nadadores que os demais, e isso permitia que forrageassem o fundo à procura de alimento, que era digerido em um estômago bem desenvolvido. O alimento chegava previamente triturado para a digestão pelos dentículos faríngeos.

Representante de Pteraspidomorphi (A), Anaspida (B) e Osteostracomorphi (C).

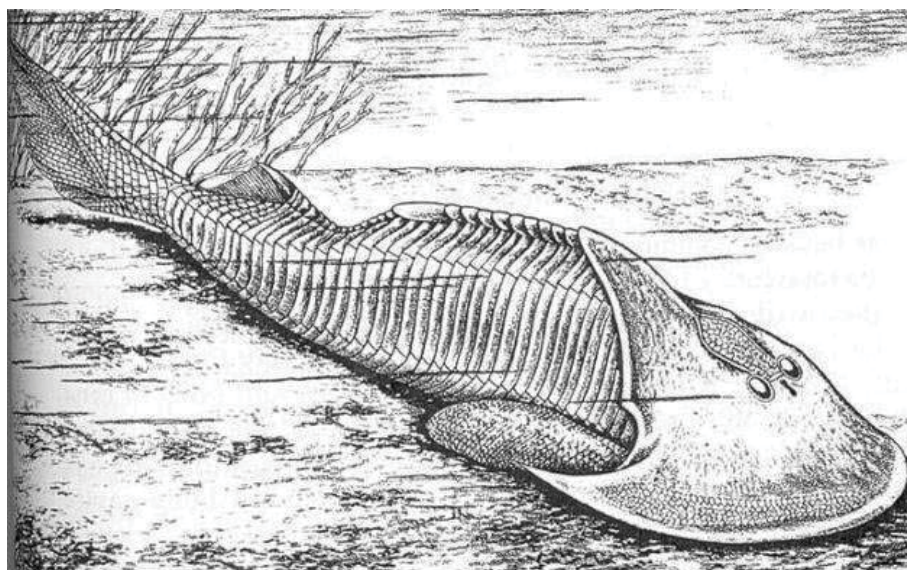
CONCLUSÃO

Os peixes inauguram uma nova fase no ambiente aquático. Inicialmente surgem os peixes sem mandíbula, denominados de Agnatha. Eles passam a dominar um ambiente antes ocupado pelos ancestrais filtradores. Distintos padrões morfológicos, novos modos de alimentação e ocupação do ambiente permitiram a conquista e o domínio do ambiente aquático. A presença de estruturas vertebrais surge em um segundo momento e, a partir daí, ela é compartilhada com os representantes mais derivados dentro de Agnatha e com os demais Gnathostomata.

RESUMO

Nesta aula iniciamos o estudo dos Craniata representados pelos peixes, que formam o maior grupo de vertebrados. Os peixes sem mandíbula constituem o grupo parafilético Agnatha, representado pelas superclasses Myxinomorphi, Petromyzontomorphi, Conodonta, Pteraspidomorphi, Anaspida, Thelodonti e Osteostracomorphi, sendo apenas os dois primeiros com representantes vivos atualmente. Dentre os grupos fósseis, os Conodonta são os mais singulares. Só recentemente esses diminutos peixes apresentaram indícios de partes moles do corpo e tiveram outros registros somados, uma vez que eram erroneamente identificados como partes de algas e de outros animais. Os demais grupos fósseis foram reunidos em um agrupamento parafilético chamado Ostracodermata, caracterizado pela presença de uma armadura formada por ossos dérmicos. No processo evolutivo alguns perderam essa proteção e passaram a apresentar uma maior mobilidade. Posteriormente surgem os primeiros Craniata, representados pelos Myxinomorphii e conhecidos popularmente como feiticeiras. O corpo atenuado com células produtoras de muco confere a eles uma importante proteção contra predação. Com os Petromyzontomorphi surgem pela primeira vez estruturas vertebrais. Neste grupo aparecem os arcuálios, que representam estruturas vertebrais homólogas aos arcos neurais dos vertebrados mandibulados.

ATIVIDADES

1. Para praticar os conhecimentos acerca dos formatos do corpo de peixes, busque na internet fotos de peixes e descreva o padrão corporal de cada um deles, acompanhado de um desenho esquemático;
2. Monte um quadro comparativo com as principais características das feiticeiras e das lampréias, tanto em relação à morfologia quanto à ecologia;
3. Comente sobre o fato de todo Craniata ser Vertebrata, mas nem todo Vertebrata ser Craniata.

Modificado de: universe-review.ca

PRÓXIMA AULA

Na próxima aula daremos início ao estudo dos Gnathostomata.

AUTOAVALIAÇÃO

Só prossiga após realmente ter entendido todos os conceitos abordados nesta aula.

REFERÊNCIAS

HELFMAN, G.S.; COLLETTE, B.B.; FACEY. D.E. & BOWEN, B.W. The diversity of fishes: Biology, evolution, and Ecology. 2 ed. Massachussetts, Willey- Blackwell. 2009.

HICKMAN, C.P.; ROBERTS, L.S. & LARSON, A. Princípios integrados de zoologia. 11 ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 2009

NELSON, J.S. Fishes of the world. 4 ed. New Jersey, John Willey & Sons. 2006

POUGH, F. H.; JANIS, C. M. & HEISER, J. B. A vida dos vertebrados. 4 ed. São Paulo Atheneu Editora São Paulo Ltda. 2008.